

University of Groningen

## Behavioural and physiological adaptations of precocial chicks to arctic environments

Krijgsveld, Karen Liefke

**IMPORTANT NOTE:** You are advised to consult the publisher's version (publisher's PDF) if you wish to cite from it. Please check the document version below.

*Document Version*

Publisher's PDF, also known as Version of record

*Publication date:*

2012

[Link to publication in University of Groningen/UMCG research database](#)

*Citation for published version (APA):*

Krijgsveld, K. L. (2012). *Behavioural and physiological adaptations of precocial chicks to arctic environments*. s.n.

### Copyright

Other than for strictly personal use, it is not permitted to download or to forward/distribute the text or part of it without the consent of the author(s) and/or copyright holder(s), unless the work is under an open content license (like Creative Commons).

The publication may also be distributed here under the terms of Article 25fa of the Dutch Copyright Act, indicated by the "Taverne" license. More information can be found on the University of Groningen website: <https://www.rug.nl/library/open-access/self-archiving-pure/taverne-amendment>.

### Take-down policy

If you believe that this document breaches copyright please contact us providing details, and we will remove access to the work immediately and investigate your claim.

Downloaded from the University of Groningen/UMCG research database (Pure): <http://www.rug.nl/research/portal>. For technical reasons the number of authors shown on this cover page is limited to 10 maximum.

## Achtergrond: Groeien of warm blijven?

Dit proefschrift gaat over de groei van steltloperkuikens. De **groei** van een dier omvat talloze fysiologische en gedragsmatige veranderingen. De meest opvallende verandering, en datgene wat we doorgaans verstaan onder 'groei', namelijk toename in grootte, is hier slechts één van. Groei is echter onlosmakelijk verbonden met ontwikkeling, waarbij de functionele capaciteit van het weefsel veel belangrijker wordt dan de toename in grootte. Die functionele capaciteit wordt bereikt doordat weefselcellen zich differentiëren. Hierbij valt bijvoorbeeld te denken aan de ontwikkeling van spieren en daarmee van motorfunctie, die een dier beter in staat stellen om te foerageren en voedsel te verteren. En ook de ontwikkeling van **gedrag** gaat hieraan gepaard, zoals bedelen om of zoeken naar voedsel, warmte zoeken bij een ouder, of de interactie met nestgenoten.

**Steltloperkuikens** zijn bij uitstek afhankelijk van omgevingsomstandigheden. Zij zoeken vanaf dag één zelf buiten het nest hun voedsel bij elkaar (het zijn nestvlinders), maar kunnen aanvankelijk hun lichaamstemperatuur niet op peil houden en moeten daarom regelmatig bebroed worden door een ouder om weer op te warmen. Zeker in de Arctische gebieden, waar steltlopers in hoge dichtheden broeden, heeft de omgeving veel invloed op de groei van de kuikens. Het broedseizoen duurt maar kort, wat vraagt om een snelle groei. Tegelijkertijd kunnen de temperaturen er erg laag zijn, wat vraagt om een goeie thermoregulatie. Hoe gaat een kuiken hiermee om?

Het vermogen van een kuiken om zijn **lichaamstemperatuur** op peil te houden, is afhankelijk van de functionele capaciteit van de skeletspieren. Die spieren zijn namelijk de belangrijkste bron van warmteproductie in reactie op kou, zowel in jonge als in volwassen vogels. Een grote functionele capaciteit is dus belangrijk voor kuikens op de toendra, maar brengt tegelijkertijd ook beperkingen met zich mee. De capaciteit om warmte (*i.e.* energie) te genereren is namelijk afhankelijk van cellulaire processen, zoals samentrekkende eiwitten en stofwisselingsprocessen. Het lijkt erop, blijkens een aantal studies, dat de ontwikkeling van zulke processen niet samen kan gaan met groei, omdat op celniveau het vermogen om te delen (*i.e.* groei) vaak verloren gaat wanneer cellijnen zich differentiëren. Dit impliceert dat de groeisnelheid van spierweefsel omgekeerd gecorreleerd is aan de functionele capaciteit van dat weefsel. Er lijkt dus een **trade-off** te bestaan tussen de twee: spieren die snel groeien kunnen niet ook tegelijkertijd veel energie of warmte produceren. Dit heeft consequenties voor de groeipatronen van steltloperkuikens in de Arctische gebieden, waar zowel warmteproductie als snelle groei belangrijk zijn.

## Onderzoeksvragen

Het onderzoek beschreven in dit proefschrift gaat in op de vraag hoe steltloperkuikens van grotere en kleinere soorten de balans vinden tussen groei aan de ene kant en functionele capaciteit aan de andere kant. Daarnaast onderzoeken we hoe kuikens hun gedrag en fysiologie aanpassen aan de vaak veeleisende weersomstandigheden op de toendra, teneinde maximaal te kunnen groeien.

## Aanpak

Het onderzoek is uitgevoerd aan de kuikens van zeven soorten steltlopers en van de Japanse kwartel. Het praktische werk aan de steltloperkuikens is gedaan op de Canadese toendra bij Churchill in de provincie Manitoba. Dit gebied herbergt hoge dichtheden van veel verschillende

soorten steltlopers. Er is daarbij veel diversiteit in soortsgrootte, wat vereist was om verschillen in groeistrategieën te kunnen onderzoeken. De onderzochte soorten liepen op in lichaamsgrootte: de kleinste soort, de kleinste strandloper, woog 4 gram bij uitkomst uit het ei; de grootste soort, de wulp, 20 gram. Het gebied ligt aan de kust van de Hudson Bay, waar koude noordelijke winden en warmere zuidelijke winden kunnen zorgen voor grote schommelingen in de omgevingstemperatuur. Dit stelde ons in staat de effecten van weersomstandigheden op foerageergedrag en fysiologie te onderzoeken.

## Deel 1: Groeisnelheid en voedselaanbod

Allereerst zijn twee basale aspecten in kaart gebracht: groeisnelheid van de kuikens en het voedselaanbod op de toendra. Met deze gegevens kunnen we de resultaten over fysiologie en gedrag, die in deel 2 en 3 worden gepresenteerd, beter interpreteren.

In **hoofdstuk 2** vergelijken we **groeipatronen** van kleinere en grotere soorten steltlopers. Kleinere soorten groeiden sneller dan grotere soorten. De kleinere soorten (bontbekstrandloper en kleinste strandloper) groeiden het snelst, terwijl de grotere soorten (regenwulp en rode grutto) de meeste tijd nodig hadden om hun groeiperiode af te ronden. De kleinste soorten waren bij uitkomst uit het ei procentueel ook het verst in groei (ten opzichte van het volwassen gewicht). Dat kleinere soorten relatief sneller groeien laat zien dat in principe een trade-off tussen groeisnelheid en functionele capaciteit ook van toepassing kan zijn binnen de groep van steltlopers. De grotere soorten, die relatief weinig warmte aan hun omgeving verliezen (door hun gunstiger oppervlakte-volume-verhouding), investeren mogelijk relatief weinig in functionele capaciteit en meer in groei, wat hun totale groeiperiode zou kunnen verkorten (zie hoofdstuk 4&5). Dit is gezien het korte Arctische seizoen vooral voor grotere soorten van belang.

**Hoofdstuk 3** gaat in op de variatie in het **voedselaanbod** voor de kuikens. De kuikens eten voornamelijk insecten. Gedurende het broedseizoen hebben we met behulp van plakstrips en potvallen het aantal insecten en spinnen gemeten. Het aantal gevangen insecten varieerde sterk, en was bijvoorbeeld lager wanneer het koud was of hard waaide. Het voedselaanbod liep synchroon met de voedselbehoefte van de kuikens, in die zin dat het overeenkwam met de periode dat de kuikens uitkwamen, en het meeste voedsel nodig hadden. Ook was het aanbod aan kleinere insecten het grootst in de periode dat er kleine kuikens waren, die dit type voedsel bij voorkeur eten, terwijl de grotere insecten beschikbaar waren op het moment dat de kuikens groter waren en dus grotere prooi selecteerden, en ook een grotere voedselbehoefte hadden. Door de dag heen was het insectenaanbod overdag aanzienlijk groter dan 's nachts. Het aantal gevangen insecten was het hoogst laat op de ochtend, wat gereflecteerd werd in het foerageergedrag van goudplevierkuikens (zie hoofdstuk 6).

## Deel 2: Groei versus functie

In dit deel gaan we in op de relatie tussen groeisnelheid en functionele capaciteit, ofwel tussen groeien of warm blijven. Nestvliedende kuikens in het Arctische gebied moeten snel groeien om aan het eind van het korte broedseizoen vliegvlug te kunnen zijn. Die snelle groei zou echter kunnen conflicteren met de ontwikkeling van functionele capaciteit die nodig is om te lopen (foerageren) en

om warmte te genereren. Die functionele capaciteit hebben we op twee manieren gemeten: door te bepalen hoeveel energie de spieren kunnen genereren, en door de dagelijkse energie-uitgave van de kuikens te meten.

In **hoofdstuk 4** onderzoeken we of de **catabole capaciteit**, ofwel het vermogen van de spieren van de kuikens om energie te genereren, lager is in sneller groeiende spieren dan in langzamer groeiende spieren. We hebben de catabole capaciteit gemeten in de poot- en vliegspieren van de kleinere bonte strandloper en de grotere regenwulp, en vergeleken met de groeisnelheid van die spieren. Binnen de twee onderzochte soorten steltlopers was de catabole capaciteit hoger in de pootspieren dan in de vliegspieren, vooral in jonge kuikens, wat past bij het feit dat de kuikens allereerst moeten kunnen lopen, terwijl vliegen pas later van belang is. De bonte strandlopers groeiden niet alleen snel, maar hadden in het algemeen ook een grotere catabole capaciteit, vooral in de vliegspieren. Dit wijst erop dat kuikens van de kleine bonte strandloper afhankelijker zijn van catabole capaciteit voor de productie van warmte, terwijl de grotere wulpenkuikens dankzij hun grotere volume meer warmte vasthouden en daardoor toe kunnen met een kleinere functionele capaciteit. Dit resultaat is in strijd met een trade-off tussen groei en functionele capaciteit, en wijst erop dat nestvliedende kuikens de verhouding tussen de twee kunnen aanpassen. Grotere en kleinere soorten lijken daarbij verschillende strategieën te volgen.

In **hoofdstuk 5** onderzoeken we de **dagelijkse energie-uitgave** (DEE) van de kuikens en de relatie met lichaamsgrootte. Dit hebben we gemeten met behulp van de zwaar-water-methode aan kuikens van vijf soorten steltlopers van verschillende grootte. De kuikens zaten buiten in een omheining waar ze foerageerden en blootgesteld waren aan het weer. Kleinere soorten hadden per gram gewicht een hogere dagelijkse energie-uitgave dan grotere soorten, in overeenstemming met hun hogere catabole capaciteit. De dagelijkse energie-uitgave was vergelijkbaar met de maximale stofwisselingssnelheid die is gemeten door blootstelling aan lage temperaturen in metabolismekamers, waarbij de kuikens niet konden bewegen. Dit wijst erop dat beweging (foerageren!) een vergelijkbare hoeveelheid warmte oplevert als bibberen. De omgevingstemperatuur had geen significant effect op de dagelijkse energie-uitgave. Mogelijk komt dit doordat de kuikens tijdens het lopen genoeg warmte produceerden om warm te blijven, ook al omdat het in de onderzoeksjaren doorgaans niet bijzonder koud was in Churchill (gemiddeld 12°C in juli). Bovendien zaten de kuikens meer onder de ouder wanneer het kouder was (hoofdstuk 6), waardoor hun energie-uitgave ook lager was (hoofdstuk 7). Ook dit resultaat spreekt het bestaan van een trade-off tussen groeisnelheid en functionele capaciteit tegen, en suggereert veeleer dat nestvliedende kuikens de verhouding tussen de twee aanzienlijk kunnen aanpassen aan de omgevingsomstandigheden.

### Deel 3: Aanpassingen in gedrag en fysiologie

In dit deel hebben we onderzocht hoe de kuikens zich qua gedrag en fysiologie aanpassen aan de wisselende en vaak ongunstige weersomstandigheden op de toendra. Lichaamstemperatuur speelt hierin een sleutelrol, omdat het het foerageergedrag in belangrijke mate bepaalt.

In **hoofdstuk 6** onderzoeken we hoeveel tijd nestvliedende kuikens hebben om te foerageren, en hoe dit bepaald wordt door hun fysiologische capaciteiten. Daartoe hebben we het **foerageer- en opwarmgedrag** van kuiken van vrijlevende families goudplevieren onderzocht, en ook van goudplevierkuikens onder semi-natuurlijke omstandigheden buiten in een omheining. Steltloperkuikens wisselen foerageerrondes altijd af met periodes onder de oudervogel om weer op te warmen.

Naarmate het warmer was, en ook naarmate de kuikens ouder werden, duurden de foerageerrondes langer en hadden ze in totaal meer foerageertijd. Laat in de ochtend wanneer het voedselaanbod hoog was (hoofdstuk 3) duurden foerageerrondes langer dan op andere momenten van de dag. De grote variatie in de duur van foerageerrondes wijst erop dat in Churchill de relatief milde temperaturen niet beperkend waren voor de foerageertijd en de ontwikkeling van de kuikens, en dat ook andere factoren van invloed waren, zoals voedselaanbod. De **lichaamstemperatuur** van de kuikens was lager wanneer het kouder was, en varieerde sterk in jonge vogels, maar was nooit lager dan 36°C aan het eind van een foerageerronde. Dit resultaat is in tegenspraak met de algemene opvatting dat nestvliedende kuikens zich ver af laten koelen om zo langer te kunnen foerageren.

In **hoofdstuk 7** onderzoeken we het effect van **koude omstandigheden** op het foerageergedrag en de fysiologie van nestvliedende kuikens. Hiertoe hebben we één groep kuikens van Japanse kwartels experimenteel blootgesteld aan een hoge omgevingstemperatuur (24°C) en de andere groep aan een lage omgevingstemperatuur (7°C). Het foerageergedrag in relatie tot omgevingstemperatuur en leeftijd leek erg op dat van de goudplevieren (hoofdstuk 6). En net als de goudplevieren beëindigden de kuikens hun foerageerrondes bij een lichaamstemperatuur van minimaal 37°C. Kuikens die waren blootgesteld aan lage omgevingstemperaturen hadden een hogere totale voedselopname om te compenseren voor de eveneens hogere energie-uitgave. De groeisnelheid was in eerste instantie lager, maar nam na ca. één week toe, waardoor de aan kou blootgestelde kuikens op een leeftijd van drie week groter waren dan de kuikens die in de warmte waren opgegroeid. Deze resultaten wijzen erop dat wanneer de omgevingstemperaturen zo laag zijn dat ze beperkend worden voor de ontwikkeling van het kuiken, dat dan meer geïnvesteerd wordt in de ontwikkeling van functie, ten koste van de groeisnelheid.

In **hoofdstuk 8** onderzoeken we hoe het nou precies zit met de **lichaamstemperaturen** van foeragerende kuikens. Zowel vrijlevende goudplevierkuikens in Churchill, als kwartelkuikens die experimenteel werden blootgesteld aan lage temperaturen, lieten tijdens het foerageren hun lichaamstemperatuur niet onder de 36°C zakken, terwijl ze ook veel lagere lichaamstemperaturen toch goed kunnen overleven (hoofdstuk 6&7). We hebben daarom de lichaamstemperaturen van diverse soorten steltloperkuikens gemeten, foeragerend onder semi-natuurlijke omstandigheden in omheiningen op de toendra. De lichaamstemperatuur werd rectaal gemeten, en bij wulpenkuikens ook met behulp van temperatuurgevoelige radiozendertjes in de lichaamsholte. Kuikens van regenwulp, rode grutto, kleine geelpootruiter, bonte strandloper en kleinste strandloper beëindigden allen hun foerageerronde bij een lichaamstemperatuur boven 35°C. Door het warmteverlies te modelleren werd inzichtelijk dat verder laten zakken van lichaamstemperatuur ook niet zinvol was, omdat het niet leidde tot een toename van beschikbare foerageertijd, maar juist tot een afname. Dit komt doordat de tijd die het kuiken nodig had om weer op te warmen disproportioneel langer werd naarmate het zich verder liet afkoelen. Door hun lichaamstemperatuur op peil te houden middels kortere foerageerrondes kunnen kuikens netto hun voedselopname en groeisnelheid verhogen.

## Conclusies

Nestvliedende kuikens zoals die van steltlopers op de toendra groeien op en overleven onder vaak veeleisende omstandigheden. Uit het onderzoek blijkt dat de kuikens zowel fysiologisch als gedragsmatig heel flexibel zijn om zich aan te passen aan deze factoren, en om hun groei en daarmee hun overlevingskansen te maximaliseren.

De fysiologische flexibiliteit blijkt uit de gevonden relaties tussen groeisnelheid en functionele capaciteit. De kuikens van kleine soorten steltlopers verliezen hun warmte relatief snel doordat hun oppervlak relatief groot is ten opzichte van hun volume. Daardoor zijn ze afhankelijker van hun hoge functionele capaciteit om warmte te genereren (hoewel ook beweging in belangrijke mate aan hun warmteproductie bijdraagt). Tegelijkertijd groeien de kleinere soorten sneller, waardoor ze steeds minder snel hun warmte verliezen. De kuikens van de grotere soorten groeien ook snel, om uitgegroeid te zijn voordat het korte Arctische seizoen is afgelopen. Maar door hun grotere volume verliezen deze grotere soorten hun warmte minder snel en ze kunnen daardoor toe met een lagere functionele capaciteit. De snellere groei in combinatie met hogere functionele capaciteit in kleinere soorten ten opzichte van grotere soorten, impliceert dat van een trade-off tussen groei en functionele capaciteit geen sprake is voor steltloperkuikens. In plaats daarvan lijkt de nodige ruimte te bestaan om de relatie tussen groeisnelheid en functionele capaciteit te veranderen, en lijken grotere en kleinere soorten daarbij verschillende strategieën te volgen.

Ook een hoge mate van flexibiliteit in foerageergedrag stelt de kuikens in staat om maximaal te groeien ten koste van zo min mogelijk functieverlies. De tijd die de kuikens besteden aan foerageren is afhankelijk van zowel hun fysiologische beperkingen als van de weer- en voedselomstandigheden. De kuikens blijven evenwel een vrij hoge lichaamstemperatuur houden tijdens het foerageren: wanneer hun lichaamstemperatuur ca. 36°C nadert, stoppen ze met foerageren en gaan onder de ouder zitten om op te warmen. In totaal hebben de kuikens hierdoor meer tijd om te foerageren dan wanneer ze per foerageerronde langer zouden foerageren maar daarbij hun lichaamstemperatuur verder zouden laten zakken. Op deze manier kunnen kuikens netto hun voedselopname en groeisnelheid verhogen.